Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 595	17 S.	Stuttgart, 10. 8. 1999

QH
5
S932
NH

Beitrag zur Kenntnis der Dynamik epiphytischer Flechtenbestände

Contribution to the Knowledge of Dynamics of Epiphytic Lichens

Von Volkmar Wirth (Stuttgart), Rainer Cezanne und Marion Eichler (Darmstadt)

Mit 8 Abbildungen

SMITHSONIAN
NOV 10 1999

Summary

Epiphytic communities on forest trees were observed within a time period of ten years by registration of each thallus which were marked on plastic sheets at the beginning of the study, after five and after ten years. Epiphytic stands of crustaceous lichens show very little dynamics. With them, increase of lichen cover is due mainly to growth of young thalli. Old thalli stop their growth totally or almost totally. The growth rate of epiphytic lichens has the same little dimension as that of epilithic lichens if the forced "passive growth" of the lichen area by the expansion of the tree girth is not taken into account.

Dynamics in epiphytic lichen communities has its origin in foliose lichens, but stands of foliose lichens may have a relatively static character too. On trees with smooth bark (e.g. *Fagus*) foliose lichen thalli fall off often already within five years; this is true also for trees whose bark is scaling off and the lichens become detached with the bark.

Strong dynamics – a breakdown of populations or alterations in species content – very probably points to changes of habitat conditions. If climatic or endogenic changes of substrate are not noticeabel the influence of immissions is obvious. Pleurocarpous mosses may grow very fast and contribute to a quick change of community structure – in contrast to acrocarpous mosses which behave conservative; nevertheless they have difficulties to overgrow crustaceous lichens.

Zusammenfassung

In Dauerbeobachtungsflächen an Waldbäumen wurde die Dynamik von epiphytischen Flechtengesellschaften (Lichenes) über einen Zeitraum von zehn Jahren hinweg untersucht. Epiphytische Krustenflechtenbestände weisen eine sehr geringe Dynamik auf. Eine Zunahme der Flächendeckung geht bei ihnen im wesentlichen auf das Wachstum juveniler Thalli zurück. Alte Thalli stellen ihr Wachstum ganz oder nahezu ein. Die Wachstumsraten von epiphytischen Krusten- und Laubflechten liegen – sieht man vom „erzwungenen" passiven

SHOUT
SHARE
IT

Wachstum der gesamten Lagerfläche durch die Baumzylinderdehnung ab – in derselben Größenordnung wie die von Gesteinsflechten.

Die Dynamik in Epiphytengesellschaften geht von Laubflechten aus, aber auch Laubflechtenbestände können relativ statisch sein. An sehr glattrindigen Bäumen (zum Beispiel *Fagus*) fallen Laubflechtenthalli häufig bereits nach einer Lebensdauer von fünf bis zehn Jahren ab; dies gilt auch an Bäumen mit abschuppender Borke, wo die Flechten unabhängig von ihrer Eigenhaftung mit der Rinde sich ablösen. Pleurokarpe Moose können zu einer relativ starken Dynamik in flechtenreichen Epiphytengesellschaften beitragen, während akrokarpe Moose ein konservatives Strukturelement darstellen.

Eine starke Dynamik epiphytischer Flechtenbestände – ein Zusammenbruch von Populationen oder Änderungen im Artenspektrum – deutet mit großer Wahrscheinlichkeit auf Habitatsänderungen hin. Sind klimatische Veränderungen oder baumtypische Substratveränderungen nicht auszumachen, ist der Einfluß von Immissionen sehr naheliegend.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Methodik 3
3. Ergebnisse und Interpretation 3
4. Diskussion 15
5. Literatur 16

1. Einleitung

Flechten sind geradezu der Inbegriff langsamwachsender und ein hohes Lebensalter erreichender Organismen. Diese Kennzeichnung ist pauschal sicherlich richtig, auch wenn wir eine ganze Reihe von Arten kennen, die ephemere Standorte besetzen und ihren Entwicklungszyklus innerhalb kurzer Zeit vollenden, also kurzlebig sind (cf. Poelt & Vezda 1990). Folglich sind die Bestände dieser Arten, unter ihnen besonders Bodenbewohner, durch erhebliche Dynamik gekennzeichnet. Die Charakterisierung der Flechten als Organismen geringer Zuwachsraten leitet sich in erster Linie von Gesteinsflechten ab, bei denen oft ein frappierend geringes Wachstum ermittelt wurde (zum Beispiel Hale 1973).

Geringes Wachstum verknüpft mit hoher Lebenserwartung bedeutet geringe Dynamik der aus solchen Arten aufgebauten Bestände. Belegt hat dies insbesondere Eduard Frey in seinen beispielhaften Untersuchungen von photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen im Schweizer Nationalpark, bei denen teilweise über einen Zeitraum von 25, im Maximum von ca. 40 Jahren hinweg Flechtenbestände auf Erde, Gestein und Holz photographisch festgehalten wurden (Frey 1959). Vor allem in flächendeckenden Krustenflechten-Beständen, in denen also keine Freiflächen mehr zur Verfügung stehen, ändert sich außerordentlich wenig.

Die photographische Dokumentation von Felsflechten- oder Erdflechtenbeständen ist relativ einfach zu handhaben; eine definierte Fläche wird von einem Fixpunkt aus in bestimmten Zeitabständen photographiert, und die Bilder können unmittelbar miteinander verglichen werden. Anders verhält es sich mit Epiphytenbeständen an lebenden Bäumen. Nicht nur die Wölbung der Stammflächen, sondern auch die stete Zunahme des Stammumfangs stellt vor technisch schwer lösbare Probleme bei der photographischen Erfassung der Dauerflächen. Dies dürfte der Grund dafür sein, daß bis zu Beginn der vorliegenden Studie Untersuchungen der Entwicklung von Epiphytenbeständen über einen längeren Zeitraum hinweg offenbar nicht existierten. Es liegt lediglich eine methodisch ähnliche britische Untersuchung von Lobarion-Gesellschaften (James & Wolsley 1992) vor, die nahezu gleichzeitig gestartet wurde. Im Grunde wußte man daher über die Dynamik von Epiphyten-Gesellschaften nichts oder

nur über indirekte Beobachtungen. So finden sich beispielsweise im Winter am Fuß von Baumstämmen mit reicher Laub- und Strauchflechtenvegetation auf der Schneedecke oft zahlreiche abgefallene Flechtenlager besonders von großlappigen Arten; dies läßt auf eine nicht unbedeutende Dynamik schließen.

Im Rahmen der Untersuchungen zum sogenannten immissionsökologischen Wirkungskataster in Baden-Württemberg ergab sich die Gelegenheit, Dauerbeobachtungsflächen für epiphytische Flechtenbestände einzurichten (WIRTH 1987, WIRTH & OBERHOLLENZER 1992).

Dieses Wirkungskataster wurde initiiert, um die Immissionsbelastung und deren Wirkung in Waldbeständen besser abschätzen zu können (UMLAUFF-ZIMMERMANN & KREIMES 1987, LfU 1985). Dabei wurden 60 Waldflächen ausgewiesen und in ihnen umfassende floristische, vegetationskundliche, faunistische und begleitende standortökologische Untersuchungen durchgeführt. Die lichenologischen Erhebungen hatten bioindikatorische Ziele. Mit zum Erhebungsprogramm gehörte die thallusgenaue Registrierung der Flechtenvegetation in Dauerbeobachtungsflächen an insgesamt 240 Baumstämmen (vier pro Waldfläche).

Die aus den Untersuchungsergebnissen abgeleitete Bonitierung (WIRTH 1987, WIRTH & OBERHOLLENZER 1992) belegte eine außerordentlich ungleiche Belastung mit flechtenrelevanten Immissionen. Die Ergebnisse der ersten Wiederholungskartierung wurden von WIRTH & OBERHOLLENZER 1993 und (hinsichtlich der markanten Veränderungen der Art *Lecanora conizaeoides*) von WIRTH (1993) vorgelegt.

Die immissionsökologischen Ziele und die diesbezüglichen Ergebnisse sollen hier nicht zur Debatte stehen, sondern lediglich die biologischen Aspekte der Entwicklung von epiphytischen Flechtenbeständen, denen in den Planungen des Wirkungskatasters keine maßgebende Rolle eingeräumt wurden, die aber mitstudiert werden konnten und angesichts der Seltenheit vergleichbarer Studien Beiträge zu Grundlagenuntersuchungen über die Biologie epiphytischer Flechtengesellschaften darstellen.

2. Methodik

Die Flechten- und Mooslager wurden umrißgenau mit Hilfe von farbigen Filzstiften auf Folien übertragen, eine Methode, die für die Bestimmung von Wachstumsraten von Einzellagern von HALE (1954) bei Gesteinsflechten, von RYDZAK (1956) für Rindenflechten und von HURKA & WINKLER (1973) sowie von WIRTH & BRINCKMANN (1977) für die Erfassung von ganzen Flechtengemeinschaften eingeführt wurde. Die Folien wurden rings um den Baumstamm gespannt und nach der Aufnahme wieder abgenommen. Nach fünf und nach zehn Jahren (zuletzt 1996) wurden die Untersuchungen wiederholt; die Folien wurden mittels Reißzwecken fixiert, die nach der Abnahme der Folie wieder in der Rinde des Baumes angebracht wurden, so daß die genaue Position der Folie festgehalten wurde. Die Untersuchungen wurden 1985/86 und 1990/91 von OBERHOLLENZER und WIRTH, 1996 von CEZANNE, EICHLER und WIRTH durchgeführt.

3. Ergebnisse und Interpretation

Die Ergebnisse der bislang drei Kartierungsphasen, einer zehn bis elf Jahre umfassenden Erhebung, sind im folgenden beispielhaft wiedergegeben, und zwar – soweit optisch veranschaulicht – in Form von ca. DIN A 3-großen Ausschnitten aus den erwähnten Folien. Im Prinzip ließen sich Hunderte solcher Ausschnitte demonstrieren. Hier werden nur einige wenige ausgewählte typische Beispiele vorgestellt.

Die in den Probeflächen registrierten quantitativen Änderungen, das heißt Änderungen der Flächendeckung der Flechten sind zum Teil sehr stark (wir wollen dies „dynamische" Entwicklung nennen), zum Teil sehr gering („konservative" Entwicklung). Freilich gibt es alle Übergänge.

Wenden wir uns zunächst Flächen mit einer gewissen Dynamik zu, wobei wir unter Dynamik in erster Linie eine Änderung des Verteilungsmusters der Arten verstehen wollen, nicht die Größenzunahme etablierter Thalli.

Bei einer Reihe von Beständen brachen die Populationen einzelner Arten im Laufe des Beobachtungszeitraumes zusammen, es war somit eine starke „negative" Dynamik festzustellen. Dies betraf vor allem die Art *Lecanora conizaeoides.* Ein Beispiel eines Bestandes von *L. conizaeoides* aus der Fläche Maulbronn gibt Abb. 1 wieder: Ein 1986 noch reichlich mit dieser Flechte bewachsener Stammabschnitt weist 1991 nur noch wenige Thalli, 1996 – wie alle vier Probebäume der Fläche Maulbronn – überhaupt keine Thalli mehr auf. Eine ähnliche Entwicklung von *L. conizaeoides* zeigte sich auch an anderen stärker belasteten Waldflächen. Über dieses Phänomen und seine mit der abnehmenden Belastung von Schwefeldioxid zusammenhängenden Ursachen ist an anderer Stelle berichtet worden (cf. WIRTH 1993). Der Zusammenbruch läßt den Schluß zu, daß die Abnahme der Säurebelastung zu einer Verschlechterung der ökophysiologischen Bedingungen dieser Art führte, da biotische Einflüsse von seiten anderer Flechtenarten fehlen; allerdings kann die Konkurrenz der oft in den *Lecanora conizaeoides*-Beständen reichlich auftretenden Grünalgen Bedeutung haben.

In anderen Fällen wurde eine ähnliche Entwicklung, eine gravierende Abnahme bis hin zum Zusammenbruch der Populationen, auch bei Laubflechten wie *Hypogymnia physodes, Parmeliopsis ambigua* und *Parmelia sulcata* beobachtet.

Diese Phänomene sind sehr interessant, sollen hier aber nicht weiter zur Diskussion stehen, da hierbei eindeutig oder sehr wahrscheinlich Immissionseinflüsse verantwortlich sind und sie nur bedingt Schlüsse über die Dynamik von Epiphytenbeständen unter natürlichen Bedingungen erlauben. Bei den Laubflechten wurden öfter Nekrosen beobachtet, die auf Immissionseinfluß schließen lassen – hier vermag vielleicht eine weitere Beobachtung der Flächen konkretere Hinweise zur Kausalität geben.

Mehr Aufschluß über die natürliche Entwicklung von Epiphytenbeständen bieten Flächen mit einer konservativen oder dynamischen, positiven Entwicklung, das heißt Flächen mit geringen Veränderungen des Verteilungsmusters („steady state") oder mit einer Zunahme der Flechtendeckung. Bestände mit einer stärkeren Veränderung des Verteilungsmusters bei stagnierender oder zunehmender Flechtendeckung sind fast durchweg reich an Laubflechten oder Moosen.

Im Folienausschnitt des Aufnahme-Baumes Nr. 4 (Abb. 2) aus der Untersuchungsstation Schwäbisch Hall dominieren Laubflechten, und zwar *Parmelia glabratula, Hypogymnia physodes, Parmelia sulcata.* Im Laufe des Zeitraumes von zehn Jahren kommt es zu einer beträchtlichen Verschiebung zugunsten von *P. sulcata* und zuungunsten von *Hypogymnia physodes*; neu treten einige winzige Thalli von *Candelariella reflexa* auf. Da hier Arten bestimmter ökologischer Wertigkeit – Arten mit höhren N-Zeigerwerten (= höherer Eutrophierungstoleranz) – gegenüber Magerkeits- und Säurezeigern gefördert wurden, erscheint eine Änderung der ökologischen Bedingungen für möglich (vermehrter Eintrag von Stäuben, Stickoxid-Immissionen); es ist wohl auch hier keine völlig unbeeinflußte Sukzession vorhanden.

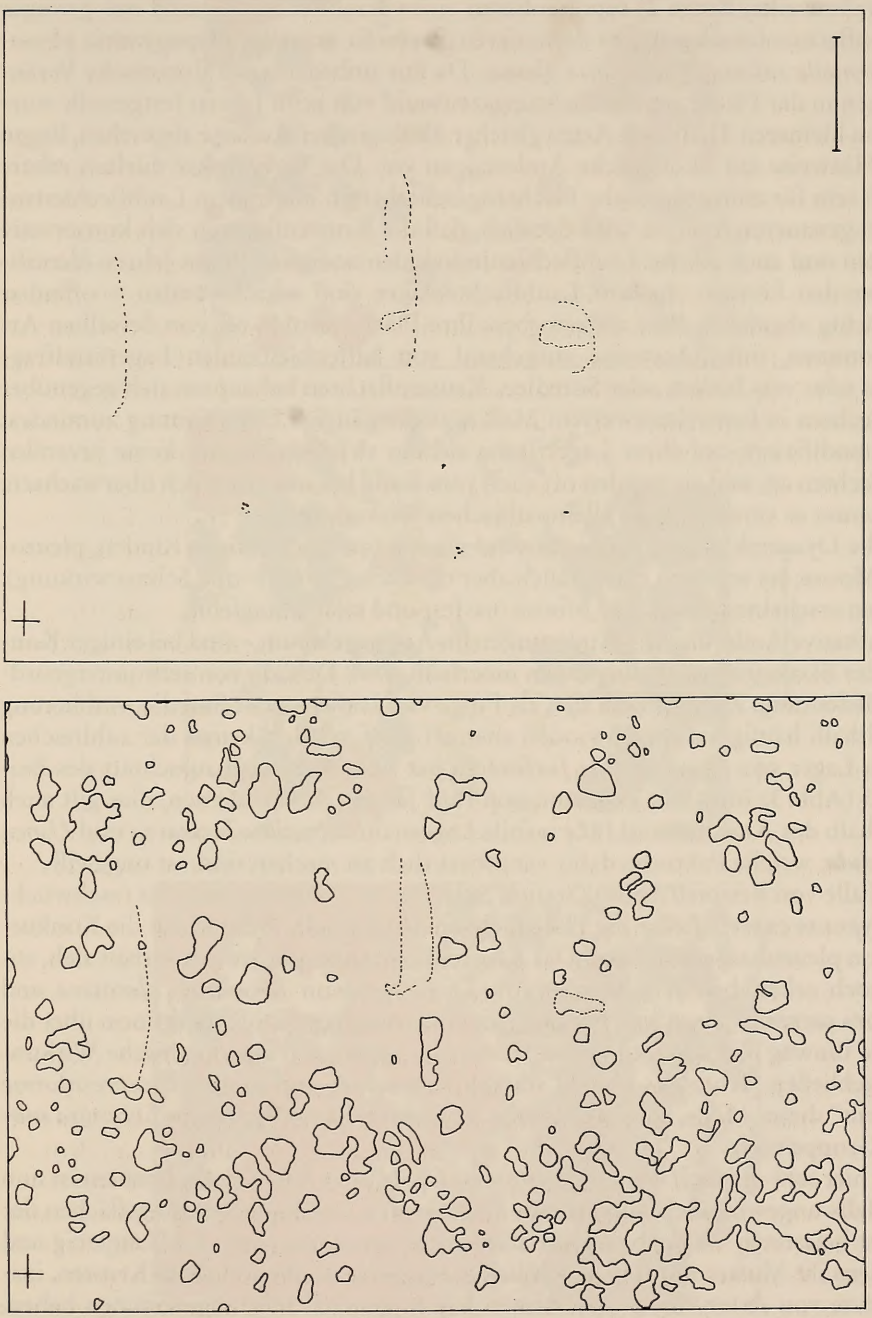

Abb. 1. Bestands-Entwicklung von *Lecanora conizaeoides* an *Fagus sylvatica*, Maulbronn 5.1986 (links) und 5.1991 (rechts); sämtliche Lager *Lecanora conizaeoides*. – Maßstrich: 5 cm.

Trotz der erheblichen Deckungsänderungen der wichtigeren Arten ist das alte Verteilungsmuster nach zehn Jahren noch erkennbar.

Die Folienausschnitte (Abb. 3) von einer Rotbuche im Schwarzwald (Station Pfalzgrafenweiler, Baum 2) repräsentieren einen Laubflechtenbestand mit geringer Krustenflechtenbeteiligung; es dominieren *Parmelia saxatilis, Hypogymnia physodes, Parmelia sulcata, Platismatia glauca.* Da nur unbedeutende floristische Veränderungen in der Fläche im Beobachtungszeitraum von zehn Jahren festgestellt wurden, von kleineren Thalli von Arten gleicher ökologischer Aussage abgesehen, liegen keine Hinweise auf ökologische Änderungen vor. Die Verhältnisse dürften relativ typisch sein für anitrophytische Flechtengesellschaften mit hohem Laubflechtenanteil. Bei genauerer Analyse wird deutlich, daß die Krustenflechten sich konservativ verhalten und auch etliche Laubflechtenindividuen noch nach zehn Jahren identifiziert werden können. Andere Laubflechtenlager sind verschwunden – offenbar großflächig abgefallen oder abgestorben; ihre Plätze werden oft von derselben Art eingenommen, möglicherweise ausgehend von haftenbleibenden Lagerrandfragmenten oder von Isidien oder Soredien. Krustenflechten behaupten sich gegenüber Laubflechten in bemerkenswertem Maß, was die gängige Lehrmeinung zumindest etwas modifiziert; auf ihrer Lagerfläche siedeln sich gewöhnlich keine juvenilen Laubflechten an, und sie werden oft auch vom Rand her nur zögerlich überwachsen; hier kommt es vermutlich zu allelopathischen Wirkungen.

Starke Dynamik zeigen, zumindest auf glatten und flachrissigen Rinden, pleurokarpe Moose; sie wachsen rasch, fallen aber oft flächig ab (Eis- und Schneewirkung). Dagegen erscheinen akrokarpe Moose ortsfest und relativ langlebig.

Qualitative Änderungen – Änderungen im Artenspektrum – sind bei einiger Konstanz der ökologischen Bedingungen innerhalb einer Dekade von sehr untergeordneter Bedeutung. Zwar siedeln sich als Folge von Isidien- oder Soredienetablierung Juvenilthalli häufig an, verschwinden aber oft rasch wieder; keines der zahlreichen kleinen Lager von *Pseudevernia furfuracea* hat sich im Flächenausschnitt des Beispiels 3 (Abb. 3) über den Zeitraum von fünf Jahren halten können, dies gilt auch (außerhalb des Ausschnittes) für juvenile Lager von *Ramalina farinacea* und *Usnea filipendula;* welche Faktoren dafür verantwortlich zu machen sind, ist ungewiß.

Im Falle von Beispiel/Abb. 4 (Station Sulz, Baum 3) überwuchert das raschwüchsige *Hypnum cupressiforme* die Fläche, ein eindrucksvolles Beispiel für die Konkurrenz von pleurokarpen Moosen. Das Krustenflechtenmuster jedoch verhält sich, soweit noch erkennbar, sehr konservativ. Die Lager von *Lecanora chlarotera* und *Lecanora carpinea* lassen sich bei geringer Änderung von Größe und Form über die Dekade hinweg leicht identifizieren. Auch hier lassen sich allelopathische Wirkungen erschließen. Trotz des überall starken Zuwachses von *Hypnum cupressiforme* „verweilt" dieses Moos, sobald es auf die Thallusränder der Arten der *Lecanora subfusca*-Gruppe trifft.

Das hier sehr deutlich werdende konservative Muster von Krustenflechten ist nun keinesfalls ungewöhnlich, sondern die Regel in den Dauerbeobachtungsflächen der weniger belasteten Waldgebiete. Vor allem nicht-sorediöse Arten sind langlebig und verändern ihr Muster nur sehr allmählich. Lediglich manche sorediöse Krusten, insbesondere von Arten, die in den letzten Jahren generell sehr zugenommen haben, zum Beispiel *Buellia griseovirens, Mycoblastus fucatus* (Wirth 1985), bringen öfter rasche Veränderungen ins Bild, während für sorediöse Angehörige der Gattungen *Phlyctis* und *Pertusaria* eher ein langlebiges Thallusmuster charakteristisch ist. Rei-

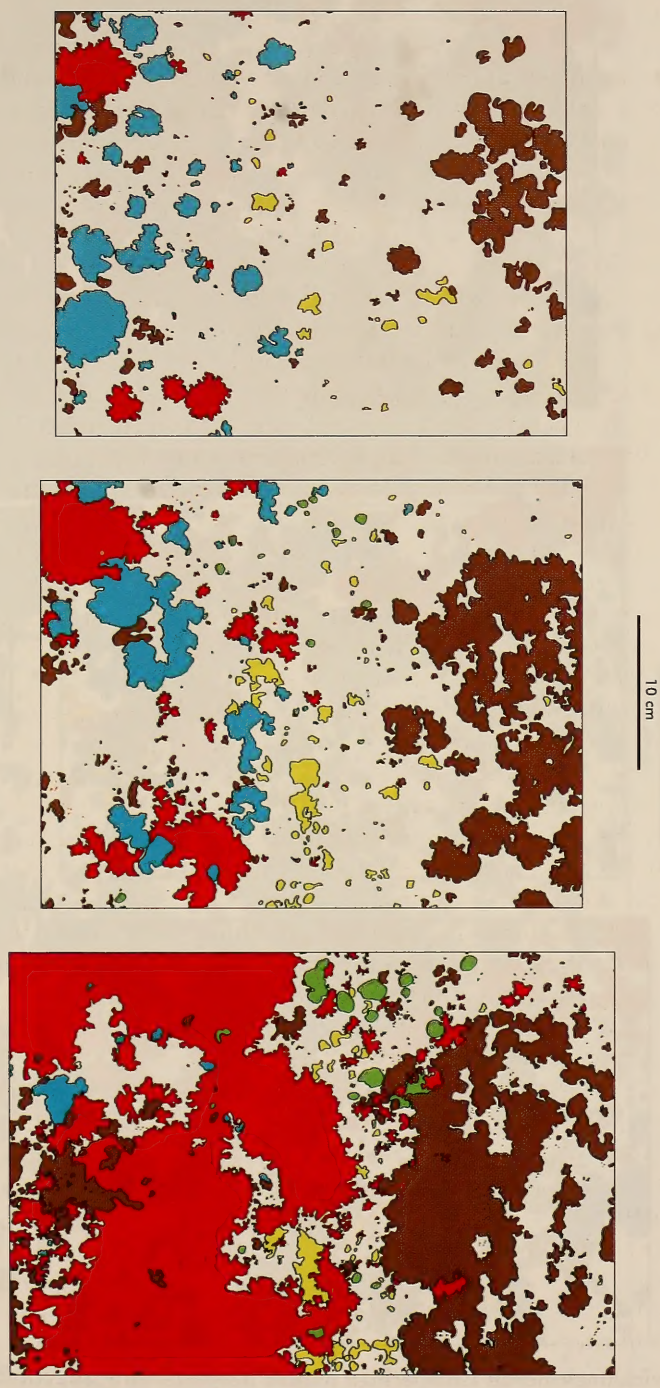

Abb. 2. Entwicklung eines Laubflechten-reichen Bestandes an *Fagus sylvatica*, Schwäbisch Hall 10.85 (oben)/10.90/4.96. – Rot: *Parmelia sulcata*, braun: *Parmelia glabratula*, blau: *Hypogymnia physodes*, gelb: *Lepraria incana*, grün: *Mycoblastus fucatus*.

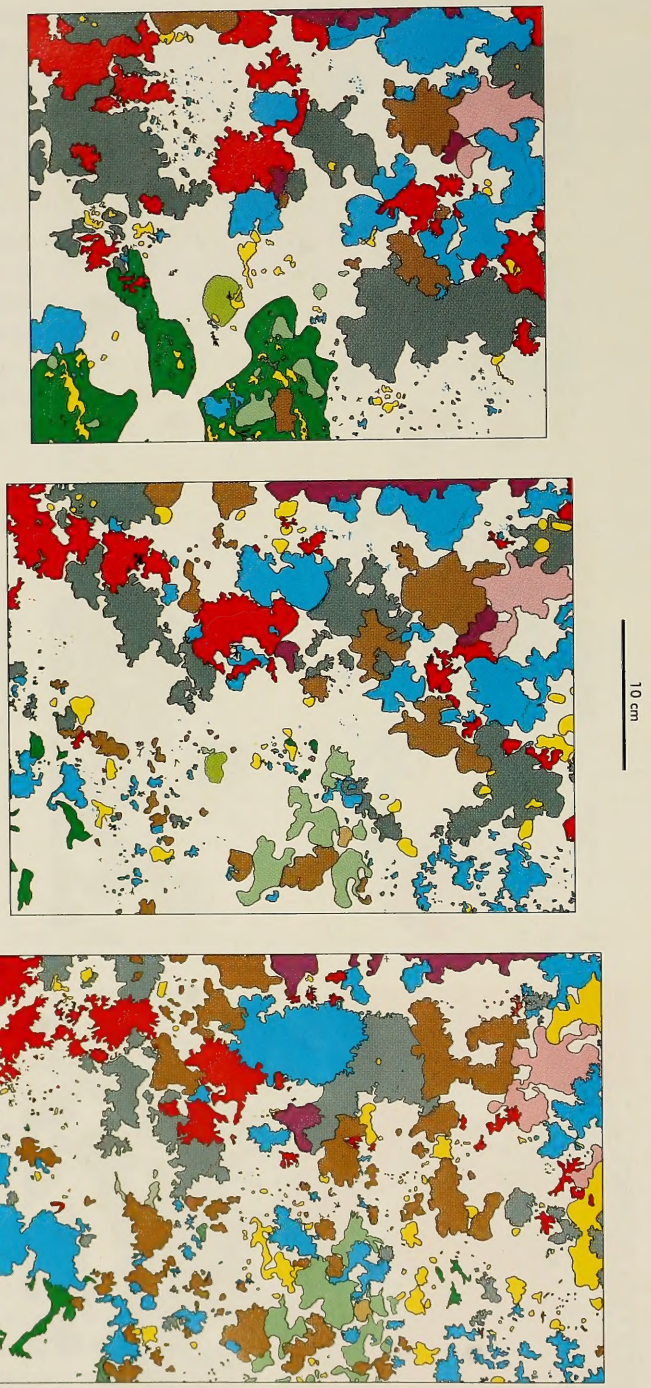

Abb. 3. Entwicklung eines an Laubflechten reichen Bestandes an *Fagus sylvatica*, Pfalzgrafenweiler 5.86 (oben)/7.91/10.96. – Rot: *Parmelia sulcata*; braun: *Platismatia glauca;* blau: *Hypogymnia physodes;* grau: *Parmelia saxatilis;* gelb: *Lepraria lobificans;* violett: *Pertusaria amara;* rosa: *Pertusaria coccodes;* graugrün: *Cladonia* spec.; hellgrün: *Orthotrichum* spec.; dunkelgrün: *Hypnum cupressiforme*; rosa: *Ochrolechia* cf. *microstictoides*; kleine Striche (gegabelt, sternförmig): *Pseudevernia furfuracea.*

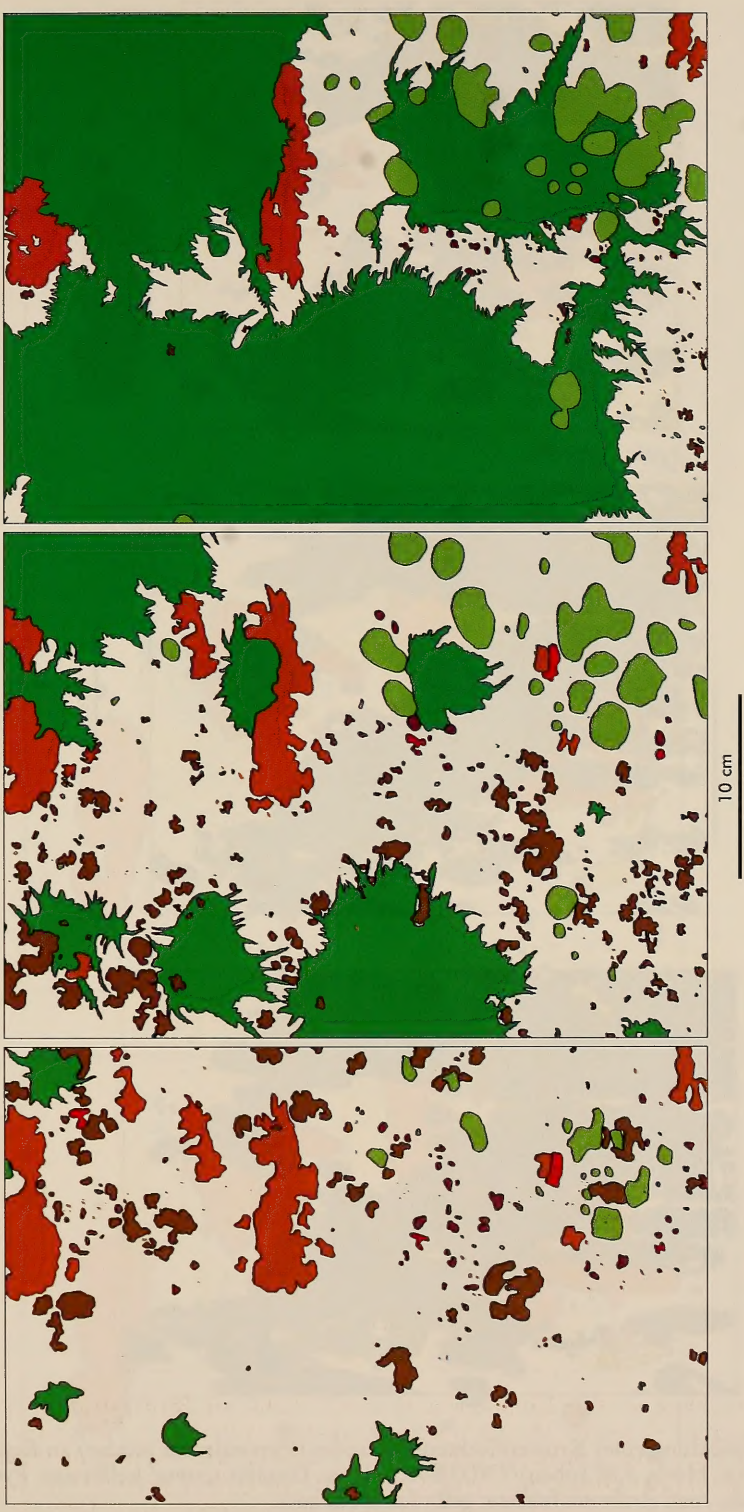

Abb. 4. Entwicklung eines Krustenflechten-Bestandes, Sulz 8.86 (links)/8.91/10.96. – Rotbraun: *Lecanora chlarotera;* rot: *Lecanora carpinea;* braun: *Parmelia glabratula;* violett: *Buellia griseovirens;* dunkelgrün: *Hypnum cupressiforme;* hellgrün: *Ulota crispa* s.l.

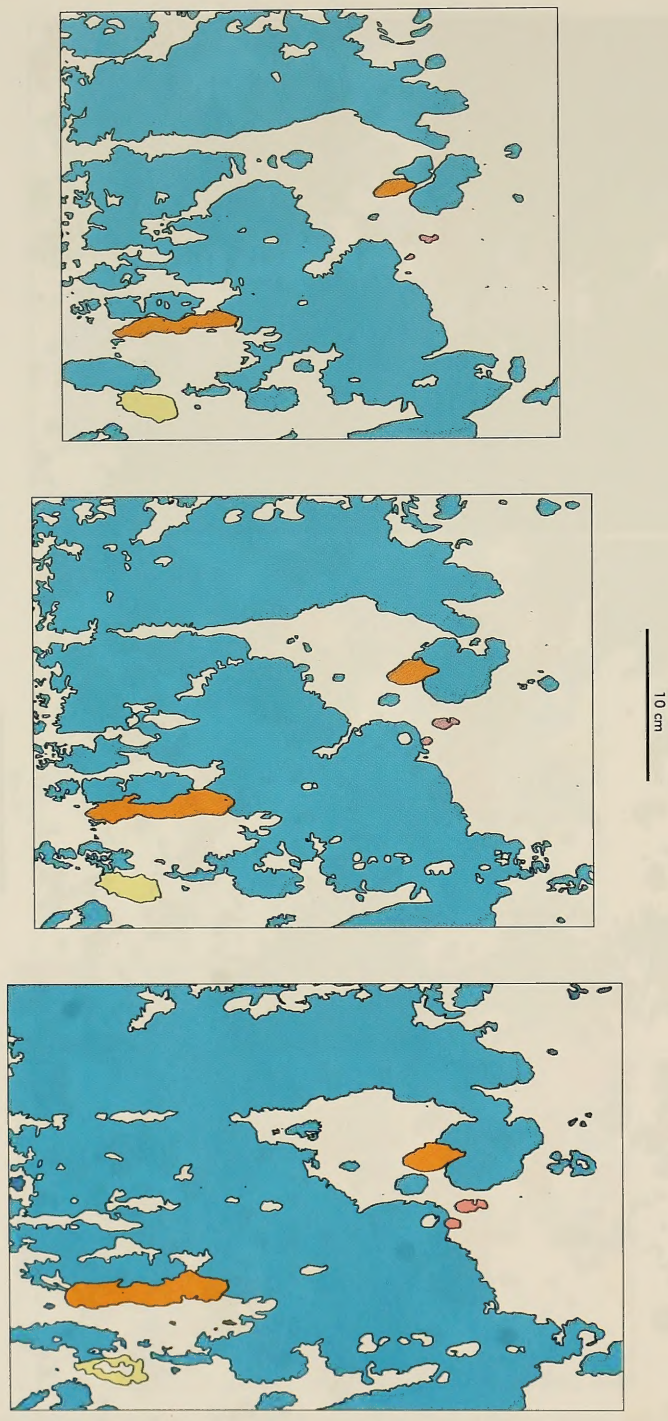

Abb. 5. Entwicklung eines Krustenflechten-Bestandes (Pyrenuletum nitidae) an *Fagus sylvatica*, Horb, 8.86 (oben)/7.91/10.96. – Blau: *Graphis scripta;* hellbraun: *Pyrenula nitida;* rosa: *Arthonia radiata;* gelb: *Lecanora* spec.

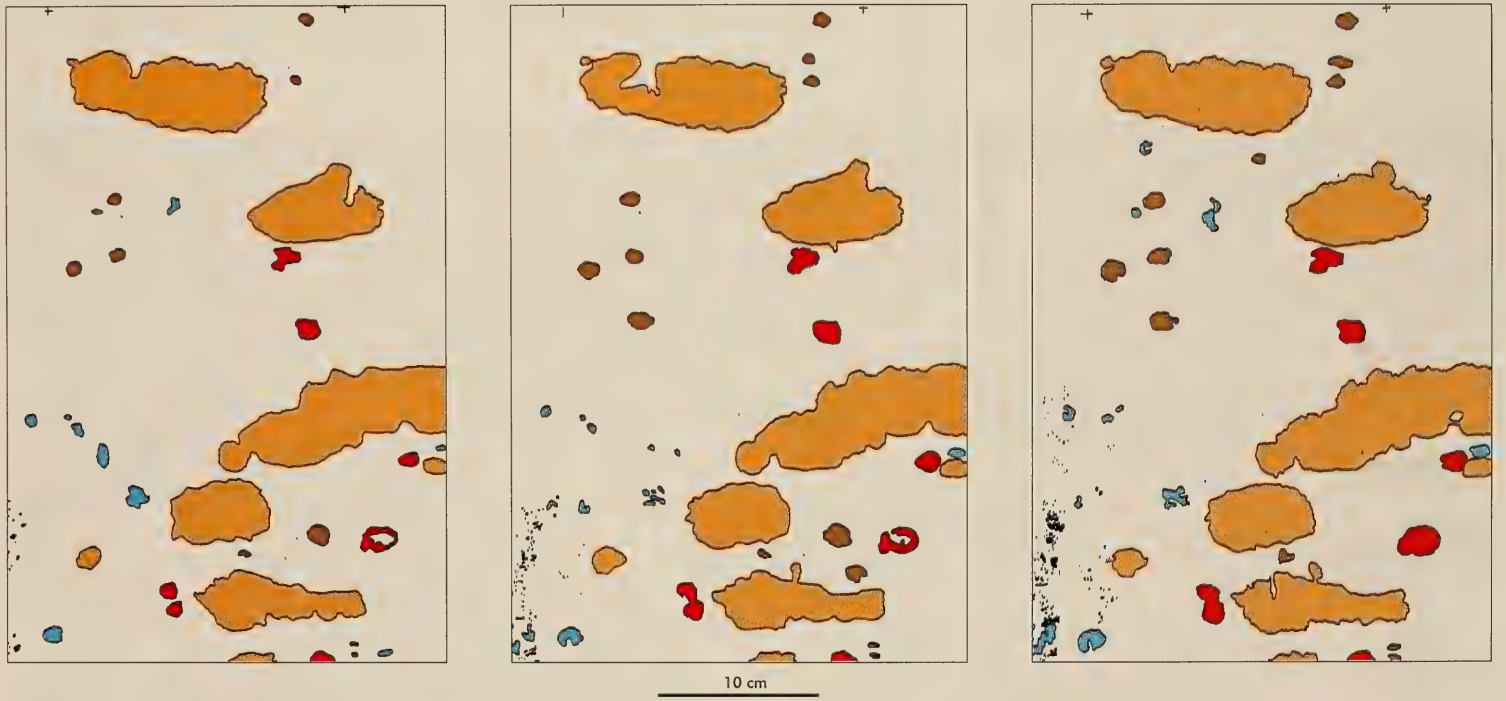

Abb. 6. Entwicklung eines Krustenflechten-Bestandes (Pyrenuletum nitidae) an *Carpinus betulus*, Freiburg, 6.86 (links)/7.91/7.96. – Hellbraun: *Pyrenula nitida;* rot: *Pyrenula nitidella;* braun: *Pyrenula* spec.; blau: *Graphis scripta;* schwarz: *Opegrapha vermicellifera.*

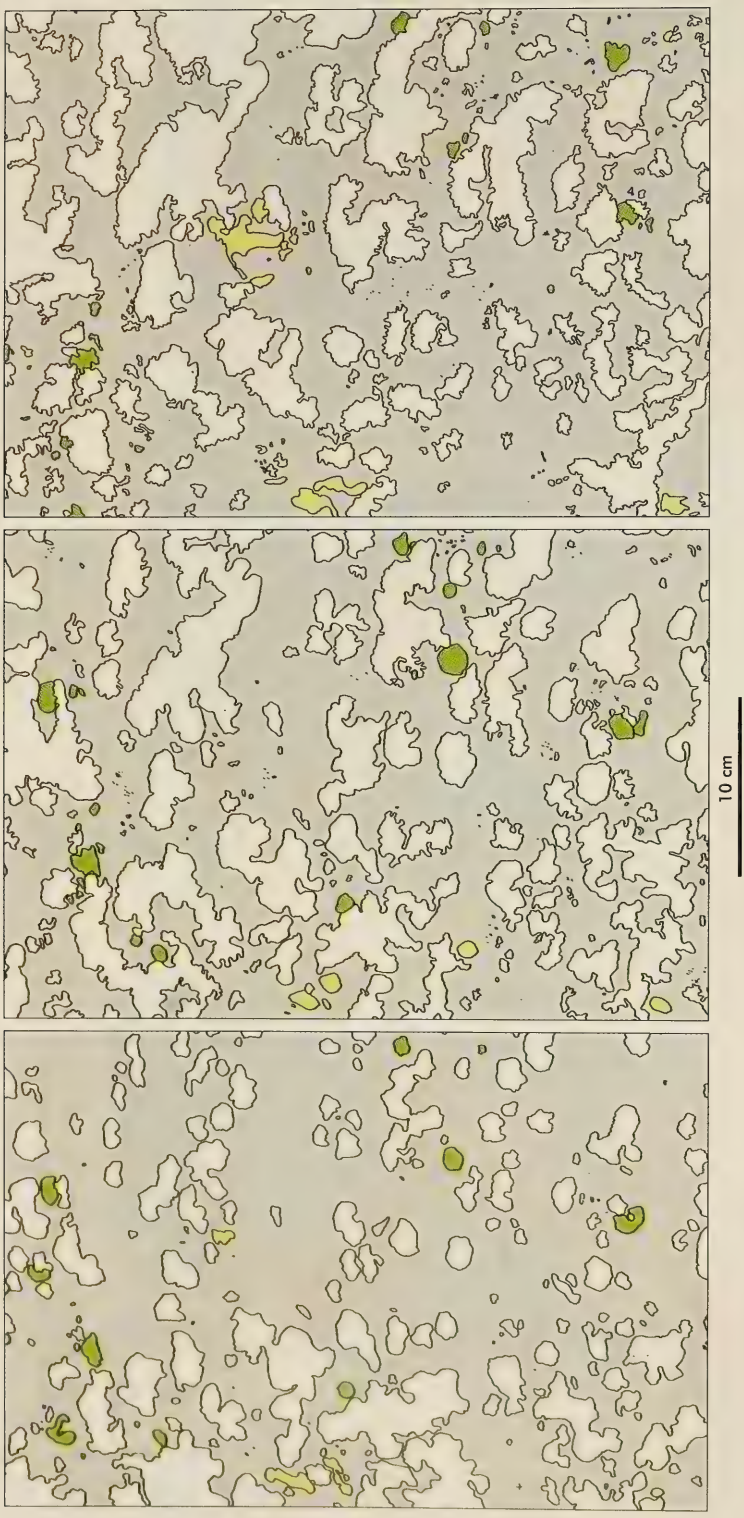

Abb. 7. Entwicklung eines von *Hypogymnia physodes* dominierten Bestandes an *Abies alba*, Sulz 8.86 (links)/8.91/10.96. – Weiß: *Hypogymnia physodes*; grün: *Lecanora conizaeoides*; gelb: *Lepraria incana*.

ne Krustenflechtenbestände zeigen entsprechend überwiegend einen geringen Wandel, wenn keine ökologischen Störfaktoren einwirken.

In den Fällen, in denen die Trägerbäume ein Periderm besitzen (Rotbuche, Hainbuche) und die Epiphytenvegetation wesentlich von Krustenflechten aufgebaut wird, deren Thallus teilweise in der Rinde sitzt (halbunterrindig), wie bei *Graphis scripta, Pertusaria leioplaca* oder *Pyrenula nitida*, ist die Übereinstimmung des Flechtenmusters auch noch nach zehn Jahren geradezu frappierend (Abb.5 und 6). In derartigen schattenliebenden Gemeinschaften sorgte allenfalls *Porina aenea* für eine gewisse Dynamik; sie etablierte sich mehrfach spontan und breitete sich in der Fläche aus.

Bei Baumarten, die im mittleren Alter noch einen durchgehenden glatten, später einen unterbrochenen (flachrissigen) „Rindenzylinder" aufweisen, wie besonders bei der Esche, aber auch bei der Hainbuche, reißen die ursprünglich zusammenhängenden, regelmäßig begrenzten Lager auf, so daß es letzten Endes zu einer Unterteilung kommt, ohne daß das Verteilungsmuster sich im Prinzip ändert (Abb. 8).

Selbst bei Laubflechtenbeständen, die im allgemeinen deutliche dynamische Tendenzen erkennen lassen, können wir auf konservative Verteilungsmuster treffen. Abb. 7 zeigt einen Dominanz-Bestand von *Hypogymnia physodes* auf Tanne, in dem lediglich *Lecanora conizaeoides* und *Lepraria incana* beteiligt sind. Nicht nur die Krustenflechtenpositionen erweisen sich hier im Zehnjahreszeitraum als konstant, auch – in hohem Maße – die der Laubflechten. An älteren Tannen kommt es allerdings durch das häufige Abplatzen von Rindenstücken oft zu einer solch starken Dynamik, daß das Flechtenmuster nach Ablauf von fünf Jahren kaum mehr eine Ähnlichkeit mit dem ursprünglichen aufweist.

Die Dynamik und das Konkurrenzverhalten von Kryptogamenbeständen ist naturgemäß eng mit der Wachstumsrate verknüpft. Um etwas über das Wachstum zu erfahren, müssen in erster Linie Bestände untersucht werden, in denen Flechten noch über konkurrenzfreie Bereiche verfügen. In einer quantitativ von Flechtenlagern bedeckten Fläche sind zwar interessante Konkurrenzphänomene studierbar, aber Wachstumsaspekte oft nicht mehr beurteilbar.

Betrachten wir die relativ einfachen Verhältnisse bei Krustenflechten, stoßen wir bei der Messung der Zuwachsrate von epiphytischen Flechten auf ein grundsätzliches Problem, das vielfach übersehen wird. Wir sind von epilithischen Krustenflechten gewohnt, daß die Lager nur in einem schmalen Randbereich wachsen und sich radial vergrößern (Hale 1973, 1974). Bei den Epiphyten*krusten* müssen wir in der Horizontalen zwischen einem aktiven Randwachstum und einem sozusagen *passiven Binnenwachstum* unterscheiden. Innerhalb der Thallusfläche wachsen die Flechten zwangsweise passiv im gesamten Bereich in horizontaler Richtung durch Dehnung des Stammzylinders. Daher haben die epiphytischen Krustenflechten eine horizontal gestreckte Form. Wenn man die passive Dehnung – bei mittelalten Bäumen jährlich 1%–2,5 % als Faustregel – durch das Dickenwachstum des Baumes berücksichtigt, das heißt abzieht, oder wenn man nur in vertikaler Richtung das Wachstum ermittelt, ist der Zuwachs der Lager gering, gewöhnlich sehr gering bis fast nicht existent. Das radiale Wachstum der größeren Lager von *Graphis scripta* und *Pyrenula nitida* betrug lediglich um 0,3–0,5 mm/Jahr. Bei im wesentlichen epiphloeodischen Arten der *Lecanora subfusca*-Gruppe sind die Verhältnisse ähnlich. Alte Lager wachsen oft überhaupt nicht mehr, ein unerwartetes Ergebnis.

Laubflechten erzielen wesentlich höhere Wachstumsraten; bei *Parmelia glabratula* und *P. sulcata* wird in den untersuchten Beständen ein radiales Wachstum von bis

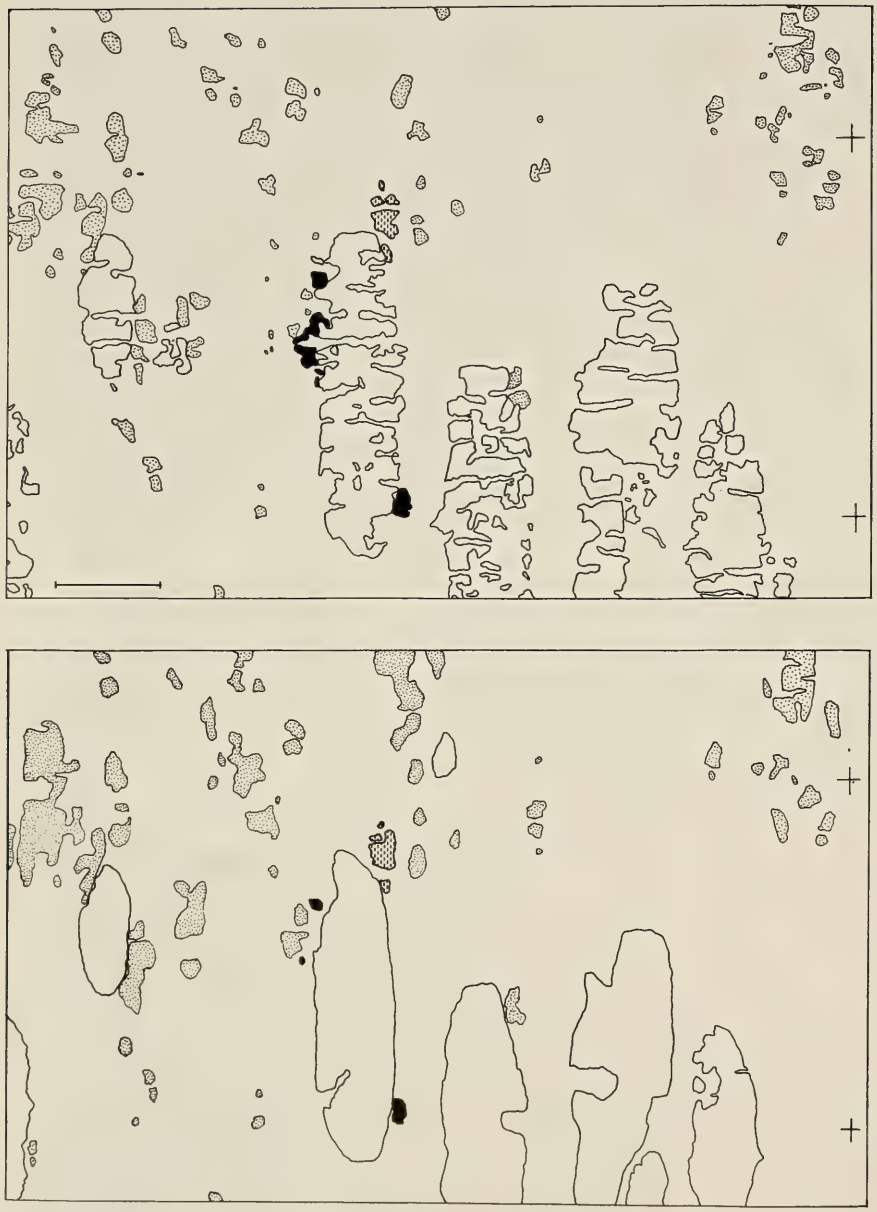

Abb. 8. Entwicklung eines Krustenflechten-Bestandes (Pyrenuletum nitidae) an *Fraxinus excelsior*, Freiburg, 6.86 (links) und 7.91 (rechts); Aufteilung der Thalli in Kompartimente infolge Aufreißens des Periderm-Zylinders. – Maßstrich: 5 cm.

über 2 mm/Jahr erzielt, bei *Hypogymnia physodes* liegen die Raten zwischen 0,5 und etwas über 2 mm. Diese Werte haben die gleiche Größenordnung wie die von BRODO (1965) an *Parmelia sulcata* (1,4 mm), *P. saxatilis* (1,8 mm), der *Lecanora subfusca*-Gruppe (0,36–0.84), von DEGELIUS (1964) an *Parmelia sulcata* (2,2 mm) und HAKULINEN (1966) an *Hypogymnia physodes* (1,2–1,5 mm) ermittelten.

4. Diskussion

Die Entwicklung und Dynamik epiphytischer Flechtengesellschaften blieb bislang fast gänzlich unbeachtet. Lediglich die Langzeit-Sukzession fand Interesse, wobei die Abfolge der Flechtengesellschaften in der Regel mehr aus der verschiedenen Vegetation unterschiedlich alter Bäume postuliert denn durch Langzeit-Untersuchungen belegt wurde (HAWKSWORTH et alii 1974). So ist natürlich bekannt, daß die ombrophoben Calicion-Gesellschaften oder andere ökologisch sich ähnlich verhaltende Gemeinschaften sich erst in höherem Alter etwa an Eichenstämmen, zunächst in tiefen Rissen, dann flächig an regengeschützten Flanken einstellen und Nachfolger von Beständen zum Beispiel des Pertusarietum amarae sind.

Über die eigentliche kurz- und mittelfristige Dynamik in epiphytischen Flechtengesellschaften, über Konkurrenz-Vorgänge und ihre Ergebnisse und über die Lebensdauer der beteiligten Arten ist denkbar wenig bekannt. Die vorliegenden Ergebnisse lassen eine recht unterschiedliche Dynamik in der Entwicklung von Epiphytenbeständen erkennen. Soweit sehr dünnlagerige und vor allem endophloeodische Krustenflechtenarten beteiligt sind, kann die Dynamik minimal sein. Völlig unerwartet ist der Befund, daß Arten wie *Pyrenula nitida, Pyrenula nitidella* oder *Graphis scripta* ein Mosaik entwickeln, das jahrelang in einem Status quo verharrt, kaum anders als man dies von Silikatflechtengesellschaften kennt. Eine derart konservative Entwicklung und ein derart geringes Wachstum von (adulten) epiphytischen Flechten war bislang unbekannt und wurde allenfalls Gesteinsflechten zugeschrieben. Krustenflechtenbestände mit *Graphis* galten vielmehr als Gemeinschaften, die rasch von Laubflechten überwachsen werden (TOPHAM 1977).

Nach der Lehrmeinung spielt sich das Wachstum von flächig entwickelten Flechten in einer schmalen Zone im Thallusrandbereich ab und nicht interkalar. Bei epiphytischen Krustenflechten muß aber in der Horizontalen ein zusätzliches, interkalares, „passives" Wachstum eine Rolle spielen. Wie dieses postulierte passive Wachstum erfolgt, bleibt zu untersuchen, etwa die Frage, ob es zu einer entsprechenden Ausdünnung der Algenschicht kommt oder die Algendichte durch Erhöhung der Individuenzahl erhalten bleibt. Wenn die passive Dehnung der Flechtenlager durch das sekundäre Dickenwachstum des Trägerbaumes bei der Berechnung des Wachstums von Krustenflechten berücksichtigt (abgezogen) wird, zeigt sich, daß der radiale (Rand-)Zuwachs (zumindest) älterer Thalli einiger untersuchter Arten gering oder gar nicht mehr feststellbar ist. Es scheint demnach in diesen Fällen (vergleiche Abb. 5/6) ab einem bestimmten Alter nur noch ein passives Wachstum zu geben, eine Vergrößerung des Thallus parallel zur Vergrößerung des Rindenmantels. Wie epiphytische *Laub*flechten auf die passive Dehnung durch die Zunahme des Baumumfangs reagieren, bleibt zu untersuchen. Es gibt mehrere Möglichkeiten der Reaktion der Thalli auf die Zunahme des Baumumfangs: 1. ein Reißen der Thallusloben; 2. ein Abreißen der Rhizinen bei Intakterhaltung der Thalli; 3. ein passives Wachstum der

Lager; 4. ausreichende Elastizität über einen längeren Zeitraum hinweg, um die Dehnung aufzufangen.

Das Aufreißen des glatten Peridermmantels von Bäumen (beispielsweise bei Esche, Hainbuche) führt zu einer Aufteilung der Thalli und zu einer Individualisierung der Teile. Ein aktives Wachstum in horizontaler Richtung wird damit unterbunden. In diesem Stadium scheint in vielen Fällen ein Degenerationsprozeß in Gang zu kommen, der vielleicht mit einer zunehmenden Verkorkung der Borkenoberfläche einhergeht. Aber auch bei äußerlich unverändert erscheinender Peridermoberfläche können große Thalli langsam degenerieren, wie in einem Fall bei *Pyrenula nitida* auf *Fagus* beobachtet wurde. Der große Thallus verschwand innerhalb von zehn Jahren; schließlich war nur noch eine leicht bräunliche Verfärbung an Stelle des ehemaligen Thallus erkennbar.

Sobald Laubflechten beteiligt sind, kommt es in der Regel zu einer stärkeren Dynamik. Die stärkere Dynamik bei Laubflechtenbeständen ist mit dreierlei Phänomenen verknüpft: 1. dem stärkeren Wachstum der Lager; 2. der allerdings nicht beliebigen Fähigkeit des Laubflechtenthallus, andere Arten, vor allem Krusten, zu überwachsen, 3. der geringen Haftung der Thalli. Während Krustenflechten sich nicht ablösen, ist das Abfallen von Laubflechten bei glattrindigen Bäumen bereits nach fünf bis zehn Jahren ein normales Phänomen – darauf läßt das relativ häufige Fehlen von Flechtenthalli nach einem oder zwei Kartierungsdurchgängen schließen. Es dürfte vor allem im Winter durch Gefriervorgänge, Schneehaftung oder durch starke Quellung nach intensiven Regenfällen ausgelöst werden. An glattrindigen Bäumen dürfte das häufige Abfallen der Thalli die stärkste dynamikankurbelnde Komponente sein. An Baumarten, an denen es in bestimmten Altersphasen zu starkem Abschuppen der Borke kommt, wird die Dynamik mehr durch dieses Phänomen als durch das Abfallen von Lagern bestimmt. Eine geringere Rolle als das Abfallen von Thalli spielt das Ausschalten von Konkurrenten durch Überwachsen der Fremdlager.

Die Ergebnisse wurden überwiegend an schattenresistenten, somit krustenflechtenreichen, seltener laubflechtenreichen Gemeinschaften gewonnen; sie können nicht selbstverständlich auf laub- und strauchflechtenreiche Gemeinschaften licht- oder nährstoffreicher Habitate übertragen werden. Die überwiegende Zahl der untersuchten Bäume wies eine glatte bis flachrissige Rinde auf; bei Bäumen mit reliefreicherer Rinde dürfte die Haftung von Laubflechtenthalli besser sein und die Dynamik von Laubflechtenbeständen stärker von Wachstumsphänomenen beeinflußt werden.

5. Literatur

Brodo, I. M. (1965): Studies of growth rates of corticolous lichens on Long Island, New York. – Bryologist **68**: 451–456; New York.

Degelius, G. (1964): Biological studies of the epiphytic vegetation of twigs of *Fraxinus excelsior*. – Meddel. Göteborgs Bot. Trädgar. **27**: 11–55; Göteborg.

Frey, E. (1959): Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. II. Teil: Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen. – Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Nationalparks. Bd. **6** (41): 1–84; Liestal.

Hakulinen, R. (1966): Über die Wachstumsgeschwindigkeit einiger Laubflechten. – Ann. Bot. Fenn. **3**: 167–179; Helsinki.

Hale, M. E. (1954): First report on lichen growth rate and succession at Aton Forest, Connecticut. – Bryologist **57**: 244–247; New York.

– (1973): Growth. – *In:* AHMADJIAN, V. & M. E. HALE (eds.): The lichens. – Pp. 473–492; New York (Academic Press).
– (1974): Biology of lichens. 2. ed. – 181 pp.; London (Arnold).
HAWKSWORTH, D. L., COPPINS, B. J. & F. ROSE (1974): Changes in the British lichen flora. – *In:* HAWKSWORTH, D. L. (ed.): The changing flora and fauna of Britain. – Pp. 47–78; London (Athlone Press):
HURKA, H. & S. WINKLER (1973): Statistische Analyse der rindenbewohnenden Flechtenvegetation an einer Allee Tübingens. – Flora **162**: 61–80; Jena.
JAMES, P. & P. WOLSELEY (1992): Acidification and the Lobarion: a case for biological monitoring. – British Lichen Soc. Bull. **71**: 4–12; London.
LfU = Landesanstalt für Umweltschutz (Hrsg.) (1985): Immissionsökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg. Jahresbericht **1984**. – 209 S.; Karlsruhe.
LfU = Landesanstalt für Umweltschutz (Hrsg.) (1987): Immissionsökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg. Jahresbericht **1986**. – 264 S.; Karlsruhe.
POELT, J. & A. VEZDA (1990): Über kurzlebige Flechten. – Bibl. Lichenol. **38**: 377–394; Berlin & Stuttgart.
RYDZAK, J. (1956): A method of studying growth in lichens. – Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska (Sect. C) **10**: 87–91; Lublin.
TOPHAM, P. B. (1977): Colonization, growth, succession and competition. – *In:* SEAWARD, M. R. D. (ed.): Lichen ecology. – Pp. 31–68; London (Academic Press).
UMLAUFF-ZIMMERMANN, R. & K. KREIMES (1987): Passives Monitoring in Waldökosystemen. – Verhandl. Ges. f. Ökologie **16**: 85–90; Gießen.
WIRTH, V. (1985): Zur Ausbreitung, Herkunft und Ökologie anthropogen geförderter Rinden- und Holzflechten. – Tuexenia **5**: 523–535; Göttingen.
– (1993): Trendwende bei der Ausbreitung der anthropogen geförderten Flechte *Lecanora conizaeoides*? – Phytocoenologia **23**: 625–636; Berlin & Stuttgart.
WIRTH, V. & B. BRINKMANN (1977): Statistical analysis of the lichen vegetation of an avenue in Freiburg (South-west Germany), with regard to injurious anthropogenous influences. – Oecologia (Berl.) **28**: 87–101; Berlin.
WIRTH, V. & H. OBERHOLLENZER (1992): Epiphytische Flechten – Einsatz als Reaktionsindikatoren im passiven Monitoring bei der Erstellung des Immissionswirkungskatasters Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. **64**: 164–173; Karlsruhe.
– & – (1993: Beurteilung der Immissionssituation mit Hilfe der Flechtenindikation. – *In:* LfU: Ökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg, Jahresbericht **1990/91**. – S. 79–86; Karlsruhe.

Anschriften der Verfasser:

VOLKMAR WIRTH, Staatliches Museum für Naturkunde, Museum am Löwentor, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart,
RAINER CEZANNE und MARION EICHLER, Kaupstr. 43, D-64289 Darmstadt.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01234 2309

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen